

Die Bedeutung der Mixotrophie in der Pflanzenernährung mit besonderer Berücksichtigung der Ackerkratzdistel

von HARTMUT HEILMANN, Kirchberg/Jagst.

Mit 12 Abbildungen, 1 Tabelle und 1 Grafik.

ZUSAMMENFASSUNG

Mixotrophe Pflanzen besitzen die Fähigkeit, neben der CO₂-Assimilierung im Rahmen der Photosynthese auch organische Moleküle als Kohlenstoffquelle aufzunehmen. Mixotrophie kann in Form von Parasitismus, Karnivorie, Probiose, Symbiose oder Saprotrophie auftreten. Beispielsweise leben Misteln und eine Reihe von Scrophulariaceen als Halbparasiten.

Orchideen wiederum nutzen unterschiedliche Probiosen und Symbiosen, wohingegen sich die Ackerkratzdistel (*Cirsium arvense*) durch einen (partiell) saprotrophen Lebensstil zur unerwünschten Begleitpflanze entwickeln kann. Die Formen ihres Auftretens lassen auf unterschiedliche Ernährungsmuster schließen.

Dieser Beitrag diskutiert aktuelle Forschungsergebnisse und gibt auf dieser Grundlage Hinweise auf die praktische Regulierung der Ausbreitung der Ackerkratzdistel. Dabei reicht es im Wesentlichen aus, die probiotischen Eigenschaften des Bodens zu regulieren.

Schlüsselwörter: Ackerkratzdistel, *Cirsium arvense*, heterotrophe Wachstumsquellen, Mixotrophie, Saprotrophie, Unkrautregulierung.

ABSTRACT

Mixotrophic plants do not only perform photosynthesis but can also take advantage of additional organic sources. Mixotrophism can be described as carnivory, hemiparasitism, probiosis, symbiosis or saprotrophy. For example, many members of the Figwort family (Scrophulariaceae) are hemiparasitic. Orchids live in different probioses and symbioses. The Creeping Thistle (*Cirsium arvense*) is also a mixotrophic plant. It develops character of a weed on the basis of saprotrophy. Aspects of new scientific results are discussed. On this basis, hints for the regulation of the proliferation of thistles are given.

Keywords: Creeping thistle, *Cirsium arvense*, mixotrophy, heterotrophic growth factors, regulation of weeds.

VERBREITUNG UND BEDEUTUNG NICHT-AUTOTROPHER WACHSTUMSFAKTOREN, ZIEL DER UNTERSUCHUNG

Bis vor kurzem wurden in der Ökologie Pflanzen allgemein als Produzenten, Tiere als Konsumenten angesehen. Von Pilzen und niederen Pflanzen ist mixotrophes Wachstum bekannt (ODUM 1980). Heterotrophe Aspekte bei höheren Pflanzen hingegen wurden als Ausnahmen betrachtet.

Unter Mixotrophie versteht man den Stoffwechsel fakultativ und oder partiell

autotropher Organismen, bei denen sowohl heterotrophe als auch autotrophe Stoffwechselwege aktiv sind.

Kormophyten unterschiedlichster Größe – von den kleinsten bis hin zu den größten Blütenpflanzen – weisen heterotrophe Ernährungsaspekte auf. So ist das Auftreten der kleinsten Blütenpflanzen der Welt aus der Familie der Lemnaceen obligat an eutrophe Gewässer gebunden. Sie wachsen unter Aufnahme von Kohlenhydraten und anderen einfachen Verbindungen als assimilatorischen Vorleistungen auch unter Abwesenheit von Licht (FRIEDRICH 2005). In oligotrophen Gewässern kommen sie hingegen nicht vor. In diesem Fall stellt Biomassefluss den nicht-autotrophen Anteil der Mixotrophie dar (Abb. 7).

Heterotrophe Ernährungsbeiträge können bis hin zum Vollparasitismus reichen, wie es zum Beispiel bei den chlorophyllfreien Rafflesiaceen, die auf Holzgewächsen Indonesiens leben (STRASBURGER 1971), der Fall ist. Bekannte einheimische Vollparasiten sind die chlorophyllfreien Pflanzen Teufelszwirn (*Cuscuta europaea*, lebt an Brennesseln, Hopfen oder Thymian) und Schuppenwurz (*Lathraea squamaria*, lebt an Hasel und anderen Laubbäumen; Abb. 12). Letzgenannte Lebensgemeinschaft gilt zwar als Parasitismus, weist jedoch auch probiotische Aspekte auf. In wüchsigen Frühjahren treibt eine große Anzahl an Schuppenwurz aus, in trockenen hingegen deutlich weniger. Insofern passt sich der vermeintliche Parasit an die Stärke des im Frühjahr auftretenden natürlichen Ausdehnungsprozesses der Laubbäume an. Die Laubbäume scheinen durch die Lebensgemeinschaft in keiner Weise geschwächt. Das Denken in der Polarität Symbiose und Parasitismus sollte überwunden und das zuweilen unübersichtliche Nahrungsnetz als Kommensalismus (WERNER 1987) bezeichnet werden, in dem viele Partner um einen gemeinsamen Tisch (lat.: mensa) herum leben.

Bei vielen mixotrophen Gewächsen besteht der nicht-autotrophe Ernährungsbeitrag aus Parasitismus. So wachsen Misteln (*Viscum album*) in entsprechenden Unterarten als Halbparasit auf Tannen, Kiefern und Laubbäumen (Abb. 8). In der Familie der Scrophulariaceen findet sich eine Vielzahl halbparasitischer Arten, von denen als Beispiel einheimische Wachtelweizenarten (*Melampyrum arvense*; Abb. 9) und der Gemeine Augentrost (*Euphrasia officinalis*) genannt seien. Auch die zu den Orobanchaceen zählenden Vertreter Läusekraut (*Pedicularis spec.*) und Zahntrost (*Odontites spec.*) sind Halbparasiten.

Mykotrophe Lebensgemeinschaften vereinigen in ihrem Auftreten saprotrophe und probiotische Aspekte. Dies kann bis hin zu einem vollständigen Fehlen von Chlorophyll führen, wie es bei der Orchidee Vogelnestwurz (*Neottia nidus-avis*) zu beobachten ist (PRESSER 2000).

Karnivore Pflanzen wie Sonnentau (*Drosera rotundifolia*; Abb. 11) oder Wasserschlauch (*Utricularia australis*; Abb. 10) nehmen organische Substanzen über umgewandelte Blattorgane auf (BÖHM 2015).

Unter Mykoheterotrophie wird die pflanzliche Aufnahme von Kohlenstoffverbindungen als Mutualismus mit Pilzen verstanden (SELOSSE et al. 2017a, SELOSSE et al. 2017b). Sie rangiert in Stufen von eindeutigen Symbiosen über symbiontische Biozönosen mit gemeinsamer Saprotrophie an Schilf- oder Sumpfstand-

orten (z.B. von Knabenkräutern) sowie über Pilze als Brücken zwischen sonst autotrophen Partnern bis hin zu Probiosen, bei welchen der Pilz oder der über ihn vernetzte Baum keinen Nachteil hat. Allen mixotrophen Pflanzen ist gemein, dass sie als teilautotroph anzusprechen sind und in ihrem Auftreten obligat von ihrem mutualistischen Partner mit heterotrophen Energiewechselmustern abhängen. In diesem Beitrag soll dem Muster „Existentielle Abhängigkeit eines Organismus von einer heterotrophen Quelle und seiner Anwendbarkeit auf die Ackerkratzdistel“ nachgegangen werden.

Tabelle 1: mixotrophe Ernährungsformen

Heterotrophe Quelle	Kennzeichen	Beispiele
Saprotrophie, Biomassefluss	Aufnahme niedermolekularer Verbindungen, nicht nur aus faulender Umgebung	Wasserlinse (<i>Lemna spec.</i>), Ackerkratzdistel (<i>Cirsium arvense</i>)
Parasitismus	Schädigende Aufnahme organischer Verbindungen von einem anderen lebenden Organismus	Mistel (<i>Viscum album</i>), Wachtelweizenarten (<i>Melampyrum spec.</i>)
Probiose	Aufnahme organischer Verbindungen von einem Partner, der dadurch nicht geschädigt wird	Breitblättrige Stendelwurz (<i>Epipactis helleborine</i>), Vogelnestwurz (<i>Neottia nidus-avis</i>)
Symbiose	Austausch organischer Verbindungen; eindeutige Symbiosen können gemeinsam probiotische Bedingungen beispielsweise eines Sumpfes nutzen	Breitblättrige Stendelwurz (<i>Epipactis helleborine</i>)
Karnivorie	Verdauung von Tieren zur Gewinnung organischer Verbindungen	Wasserschlauch (<i>Utricularia spec.</i>), Sonnentau (<i>Drosera rotundifolia</i>)

MUSTER DES AUFTRETENS TEILAUTOTROPHER PFLANZEN

Epipactis helleborine tritt in zwei Ernährungsformen auf

Die Breitblättrige Stendelwurz (*Epipactis helleborine*) tritt nicht nur als Solitärform, die – in einigen Fällen über zwei Jahrzehnte lang – streng an Waldbäume gebunden ist, sondern auch als wandernde Form auf. Die Waldbäume fungieren in dieser mutualistischen Lebensgemeinschaft als Probiotanten. Bei einem Vergleich der Blüten an einem Standort in Kirchberg an der Jagst konnte eine Arbeitsgruppe des Arbeitskreises Standortphysiologie der Gesellschaft für Boden, Technik, Qualität (BTQ) keine Unterschiede zwischen den beiden Typen feststel-

len und beide eindeutig als *Epipactis helleborine* ansprechen (BIDARTONDO et al. 2004).

Die Solitärform (Abb. 1) besteht aus einer viergliedrigen Biozönose, von welcher zwei Partner, die Orchidee und der zugehörige Baum, über dem Boden zu sehen sind. Der pilzliche Wurzelsymbiont der Orchidee vom endophytischen Typ steht in Verbindung mit dem pilzlichen Ektosymbionten des Baumes. Da letzterer keinen Vorteil aus der Lebensgemeinschaft zieht, kann er nach der Definition von DE BARY (2018) nicht als Teil einer Symbiose angesprochen werden, sondern muss als Probiotant gelten. In Kirchberg trat eine dieser Orchideen nicht mehr in Erscheinung, nachdem der Probiotant, eine Omorika-Fichte, gefällt worden war. Hier wurde also versehentlich „Orchideen-Regulation durch Bekämpfung des Probiotanten“ betrieben. Mixotrophie als Ernährungsform kennzeichnet also eine existentielle Abhängigkeit von einem heterotrophen Pol.

Die wandernde Form (Abb. 2) tritt verbreitet in Parks und Vorgärten unter Bodendeckern auf. Die Biozönose aus Orchidee und endophytem Pilzsymbionten nutzt die vergehende Biomasse aus Blättern und Nadeln als saprotrophe Lebensgrundlage, welche ihr Auftreten einerseits ermöglicht und andererseits begrenzt (BIDARTONDO et al. 2004).

***Cirsium arvense* tritt in vier Ernährungsformen auf**

Das Auftreten von zwei verschiedenen Ernährungsmustern bei *Epipactis helleborine* wirft die Frage auf, ob die verschiedenen Ausbreitungsformen bei *Cirsium arvense* nicht ebenfalls auf unterschiedlichen Ernährungsmustern beruhen könnten.

Wenn auch Fruchtfolge und Bodenbearbeitung für ihr Auftreten eine bedeutende Rolle spielen (BOAS 1958), gelten Disteln doch allgemein als Zeigerpflanzen von Bodenverdichtungen. Wer im ökologischen Landbau Stoppelbearbeitung in hinreichendem Flächenumfang selbst durchgeführt hat, kennt aus eigener Erfahrung den normalerweise hohen Bearbeitungswiderstand in Zonen von Distelbewuchs (s. a. MARKL et al. 1996). Diese auch in Spatendiagnosen seit Jahrzehnten dokumentierten Phänomene korrelieren aber nicht oder höchst selten mit Bodenbelastungen, welche durch Bearbeitungsgeräte o.ä. hätten bewirkt sein können. ZWERGER (2003) prüfte die Hypothese, Disteln würden durch Bodenverdichtungen gefördert, indem er sie in Fässern mit unterschiedlich stark verdichtetem Substrat wachsen ließ; sie waren jedoch alle gleich wüchsig. Gräbt man diese „Verdichtungen“ im Kulturland zu unterschiedlichen Jahreszeiten aus, stellt man fest, dass es sich im Herbst und Winter um Verschleimungen handelt (HEILMANN 2014), die sich im Frühjahr bis Sommer verhärteten.

Bei der Beobachtung von Disteln ist zwischen Distelwüchsigkeit und Disteltrieblichkeit zu unterscheiden. Erstere behandelt die Frage, ob sie erscheint und letztere, wie stark sie treibt.

Banales Auftreten

Die Bezeichnung „banal“ wurde gewählt, weil die Distel als zwar unerwünschte, aber im Grunde unproblematische Kulturbegleitpflanze auftaucht und nicht zwangsläufig zu Ertragsminderungen bei Kulturpflanzen führt. Ertragsminderungen durch Geophyten wie Disteln, Quecke und Ampfer beruhen meist auf dem mit ihnen einhergehenden Bodenzustand, welcher durch seine organischen Prozesse spezifische probiotische Eigenschaften entwickelt.

Bodenverdichtungen und pH-Wert-Erniedrigungen sind jedoch beim banalen Auftreten nicht zu beobachten (HEILMANN 2011). Konkurrenz tritt kulturabhängig, ggfs. bei den Wachstumsfaktoren Licht und Wasser, auf. Die Erscheinung tritt häufig in Gärtnereien auf, welche – im Gegensatz zu landwirtschaftlichen Betrieben – über das Jahr immer wieder freien Boden zwischen Kulturpflanzen aufweisen. Dadurch können Disteln keimen und bleiben ohne sommerliche Bodenbearbeitung bis zur herbstlichen Ernte stehen. Im Frühjahr sprießen sie dann aus dem gut gefüllten Vorrat ihrer Rhizome. LIBBERT (1993) weist darauf hin, dass diese dissimilatorische Phase der Pflanze nicht als heterotroph anzusehen ist, weil die Vorräte auf autotrophen Prozessen beruhen. Solange der Boden eine gleichmäßige gute Gare behält, gibt es keine waagerecht streichenden Rhizome und wenige Keimlinge als Grundlage für eine Ausbreitung. Es handelt sich also um „ewige Disteln“. Die Distelwüchsigkeit beschränkt sich auf die senkrechten Rhizome des Vorjahres und die Triebigkeit hängt von den Wachstumsbedingungen des Vorherbstes ab. Die Form des banalen Auftretens ist auch in der Landschaft zu beobachten.

Nestweises Auftreten

Distelnester weisen im Frühjahrsboden pH-Wert-Erniedrigungen und Verdichtungen auf. Es wird im Einzelfall unterschiedlich sein, ob es eher diese standortphysiologischen Veränderungen sind oder aber Wasser-, Licht- und Nährstoffkonkurrenz der Distel, welche die Grundlage der ausgesprochenen Kulturpflanzenunterdrückung sein können; die anderen Flächen der gleichen Äcker sind oft vollkommen distelfrei (HEILMANN 2011). Bei dieser Ausbreitungsform (Abb. 3) bricht die Bodengare zonenweise zusammen, um in einer „Verdichtung“ zu enden. Die Distelwüchsigkeit beschränkt sich auf das Nest, und die Triebigkeit dort ist in der Mitte am höchsten. Außerhalb des Nestes kommen praktisch keine Keimlinge auf und auch die Triebigkeit ist gering.

Ringförmiges Auftreten

Zuweilen zeigen sich Muster des Distelauftretens, welche an pilzliche Ausbreitungsformen (Hexenringe) auf Grünland erinnern (Abb. 4). Auch hier sind pH-Wert-Erniedrigungen und Bodenverdichtungen feststellbar. Die Rhizome der Disteln beschränken sich in ihrer Entwicklung auf das ringförmige Bodenareal. Auch wenn die Disteln früh weggehackt oder durch Herbizide behandelt wurden, bleibt der befallene Bestand geschädigt. Distelwüchsigkeit und -triebigkeit beschränken sich auf den Ring.

Irreguläres Auftreten

Erfahrungsgemäß fördert Klee grasbau in der Landwirtschaft die Gare des Bodens, was über mehrere Fruchtfolgeglieder zufriedenstellende Erträge und geringes Unkrautwachstum bewirkt. Über die Jahre wird der Boden in der Bearbeitung wieder schwerzügiger, und das Unkraut nimmt zu. Dies kann so weit gehen, dass kein Quadratmeter eines Ackers mehr frei von Disteln ist, die aber alle unterschiedlich stark treiben. Auch die Gare – ablesbar an Bodenstruktur und pH-Wert – ist im Bodenkörper ungleichmäßig. Dann wird wieder Klee gras angebaut.

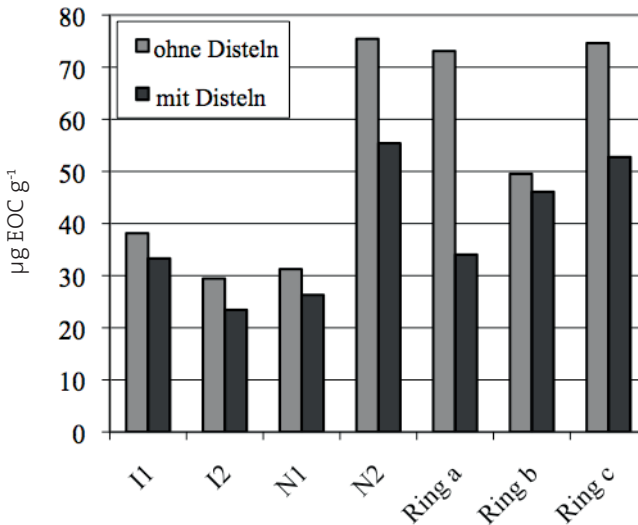
Zu diesem Formenkreis ist auch das Spontanauftreten von *C. arvensis* zu rechnen, welches bisher neunmal nachgewiesen wurde. Das drastischste Beispiel war ein großflächiges Auftreten in einer Gärtnerei, in der 30 Jahre lang nie Disteln gewesen waren (Abb. 5). Nach Maßnahmen des Gewächshausbaus trieben sie im Frühjahr dort, wo im Winter die Baumaschinen geparkt und gedreht hatten. Die Relevanz der Beobachtung zeigt sich darin: Disteln können sich zeitweise allein aus den Kräften des Bodens entwickeln, solange er durch seine stofflichen und energetischen Umsetzungen vorübergehend probiotische Eigenschaften aufweist.

MATERIAL UND METHODEN

Es wurde die Hypothese geprüft, nach der es bei der Distel keine saprotrophen Ernährungsbeiträge aus dem Boden gebe. Dazu wurden im August 2012 nach der Getreideernte von fünf Äckern ökologisch wirtschaftender Betriebe, von denen keiner mit dem Stoppelhobel arbeitete, sieben Paarungen von Bodenproben mit den Varianten „ohne Disteln“ und „mit Disteln“ gezogen, zuweilen nur wenige cm voneinander entfernt. Es wurden Beispiele irregulären Auftretens (I1 und I2), sowie diskreten Auftretens gewählt, wozu zwei Distelnester (N1 und N2) sowie ein Ring (mit drei Wiederholungen) herangezogen wurden. Den Charakter des „banalen Auftretens“ der Ackerkratzdistel, also ihr Auftreten ohne Bodeneffekte hinsichtlich pH-Wert-Unterschieden und Bodenverdichtungen, konnten wir erst nach der Bodenanalytik beschreiben.

Zur Analytik wurde im Labor des Fachgebietes Bodenbiologie (Institut für Bodenkunde und Standortslehre, Universität Hohenheim) der extrahierbare Anteil an Kohlenstoff bestimmt. Die Extraktion der organischen C-Verbindungen erfolgte mittels einer Kaliumsulfatlösung ($c = 0,5 \text{ M}$). Anschließend wurde im Filtrat der organische Kohlenstoff (TOC = total organic carbon) am TOC-Analysator (Analytik Jena Multi N/C 2100S) bestimmt (HEILMANN 2016).

Unter extrahierbarer organischer Substanz (extractable organic carbon = EOC) versteht man die von einer Kaliumsulfatlösung von $c = 0,5 \text{ mol/l}$ aus der Bodenprobe in das wässrige Filtrat überführbare Fraktion. Sie umfasst schnell umsetzbare Anteile und am Bodenkörper adsorbierte Aminosäuren sowie Anteile abgestorbener Bodenlebewesen.



Grafik 1: Extrahierbare organische Substanz ($\mu\text{g EOC g}^{-1}$) im Boden (16.08.2012)

AUSWERTUNG, ERGEBNISSE, INTERPRETATION, RELEVANZ

In jeder der Paarungen weist die Probe aus dem Wurzelbereich der Disteln geringere Werte extrahierbarer organischer Substanz auf. Der Unterschied lag bei durchschnittlich 37%.

Die Fraktion extrahierbarer organischer Substanz als analytischer Aspekt kann den bei Spatendiagnosen beobachtbaren Befund von Verschleimungen in denjenigen Bodenzonen stützen, in welchen sich die Rhizome als Ausbreitungsorgane der Ackerkratzdistel durch den Boden ziehen.

Insofern kann die Hypothese, bei der Distel gebe es keine saprotrophen Ernährungsbeiträge aus dem Boden, zurückgewiesen werden. Die Triebigkeit dieser Kulturbegleitpflanze wird vom Abbau leicht verfügbarer organischer Substanz im Boden gefördert.

DISKUSSION: REGULIERUNG HETEROTROPHER PFLANZEN IN DER LANDSCHAFT

In der vom Menschen unbeeinflussten Natur kommt die Ackerkratzdistel sehr selten vor. Bei einem Sturmschaden im Wald tritt sie jedoch sicher schon im Folgejahr auf. In einem solchen Zusammenhang führt sie sozusagen die Abbauvorgänge im Boden fort und trägt daher zur Homöostase des Standortes bei (ODUM 1980). Wenn der intensive Abbau organischer Substanz endet oder von Brennnesseln, Himbeeren, Brombeeren, Holunder und anderen Eutrophiezeigern aufgenommen und in der Sukzession weitergeführt wird, gehen die Disteln sofort zurück. Deshalb ist es konsequent, ihre Lebensbedingungen zu erforschen, um diese Systemkenntnisse auch zur Entwicklung von Regulierungsstrategien zu nutzen.

Da Gareschäden und -zusammenbruch regelmäßig als Grundlage stärkerer Verunkrautung – auch von Quecke, Huflattich und Ampfer – angetroffen werden (HEILMANN 1999, 2005), sei auf das Stichwort „Gare“ kurz näher eingegangen: Ein Handbuch für den praktischen Landwirt widmet dem ein eigenes Kapitel und führt u. a. aus (DIECKMANN 1943: 47/48): „Wie gares Brot und ungarer Teig sich unterscheiden, so ist gares Land von totem, unfruchtbarem Boden verschieden. (...) Oft ist der frische „Erdgeruch“ wahrnehmbar. (...) Der Schwerpunkt der ganzen Feldbestellung liegt in dieser Gare und der Landwirt, der das nicht begriffen hat und nicht für die Gare sorgt, soll einen anderen Beruf ergreifen.“ Auch analytisch ist nachgewiesen (HEIJDEN et al. 1998), dass ein gut entwickeltes mikrobielles System im Boden Einflüsse auf Ertrag und Begleitpflanzen hat.

Die hier am Beispiel der Distel analytisch diskutierten Aspekte gelten nach praktischer Erfahrung gleichsinnig auch für Ampfer, Quecke und Huflattich. Oft ist die unter die Garegrenze reichende Bodenbearbeitung Grundlage für starke Verunkrautung, weil das Bodenleben mit seinen organischen Umsetzungen an die Ökologie unterschiedlich tiefer Bodenschichten gebunden ist.

Nicht nur angesichts des banalen Distelauftritts muss auf die Bedeutung der herbstlichen Assimilation als Grundlage des Frühjahrstriebes hingewiesen werden. Hier – wie bei den drei anderen Typen – gilt: nach der sommerlich-herbstlichen Ernte gilt es, den Boden mikrobiell umzustimmen und in gute Gare zu verwandeln, welche Disteln daran hindert, Assimilate aus Boden und Sonne für das Folgefrühjahr zu sammeln bzw. zu bilden.

Das System mit dem Stoppelhobel (HEILMANN 2007) erlaubt durch seine flache Arbeitsweise eine garefördernde Bearbeitung, bei welcher der bearbeitete Boden immer ausweichen kann, also geringem Druck ausgesetzt ist. Die stets offenporige Bearbeitungsgrenze fördert die ununterbrochene Atmungsfähigkeit der beteiligten Bodenzonen. Erfahrungsgemäß erübrigen sich damit jegliche besonderen Regulationsmaßnahmen von Geophyten. Mithilfe dieses Gerätes kann in der Praxis ohne eine Maßnahme von Distelregulierung, mit recht freier Fruchtfolge und wenig Klee grasbau, erfolgreich Landwirtschaft betrieben werden. Wüchsigkeit und Triebigkeit der Distel können dann so entwickelt sein, dass die Rhizome in Dormanz übergehen und nur vereinzelt in der Zwischenfrucht Triebe schieben (Abb. 6). Das Grundprinzip dieser Bearbeitungsstrategie kann in der Forderung zusammengefasst werden, nur so viel Boden zu bearbeiten, wie das Bodenleben danach auch in Gare und Lebendverbauung überführen kann. Erfahrungsgemäß vertragen die meisten Böden heute wegen ihrer übertrieben starken Bearbeitung weder Schlepperüberfahrt noch Platzregen.

Die aktuell herrschenden Vorstellungen mit ihren eher symptomorientierten Ansätzen hinsichtlich der Frage von Kulturbegleitpflanzen beruhen auf traditionell bäuerlichen (WEHSARG 1954) und wissenschaftlichen (HÄUSSLER et al. 2004) Konzepten. Sie werden in der sich exponentiell industrialisierenden Landwirtschaft auch in Zukunft eher im Vordergrund stehen, zumal seit LIEBIG (1876) in der Pflanzenernährung meist nur Mineralstoffe von Relevanz sind (AMBERGER 1979) und nicht-autotrophe Aspekte vernachlässigt werden. Die hier diskutierte

Mixotrophie der Distel wird eher in ökologischen Anbaukonzepten Berücksichtigung finden: Man muss dazu den Eindruck haben, dass Biomassefluss auch für Kulturpflanzen Wachstumsfaktor ist und Distelwachstum – nicht nur vom Typ des banalen Auftretens – zuweilen nur deshalb auftritt, weil mehr organische Substanz abgebaut wird, als die Kulturpflanzen aufnehmen können (HEILMANN 2005).

FAZIT

1. Pflanzenwachstum kann auf sehr unterschiedlichen Ernährungsmustern beruhen. Beim Verständnis vieler Pflanzen in Natur und Agrikultur können daher Kenntnisse der Mixotrophie weiterhelfen.
2. Das gilt gleichermaßen für seltene Pflanzen in speziellen Biozönosen (wie Orchideen) oder für Kulturbegleitpflanzen (wie Disteln, Quecken oder Ampfer), deren Regulierung mit ausreichender Kenntnis der Lebensbedingungen am erfolgreichsten ist.
3. Mixotrophe Pflanzen sind in ihrem Auftreten und der Verteilung in der Landschaft existentiell auf ihre oft sehr spezifischen heterotrophen Quellen angewiesen.
4. Diese Quellen können sie zeitweise vollständig ernähren; deshalb können sie auch als Regulationsgrundlage genutzt werden.
5. Den landwirtschaftlichen und gärtnerischen Praktikern ist es gesetzlich erlaubt, ökosystemfremde chemisch-synthetische Mittel zur Regulation störender Kulturbegleitpflanzen einzusetzen.
6. Im Ökologischen Landbau kann man erwarten, dass naturwissenschaftliche Befunde ökologischer Relevanz berücksichtigt werden.

DANKSAGUNG

Den Mitgliedern der BTQ, besonders dem Arbeitskreis Standortphysiologie, sei für die praktische Kooperation, der Universität Hohenheim für die analytische Hilfe und für die interpretatorische Zusammenarbeit und GISELA EILERS-BALDWIN und PETER HARTIG für ihre Bilder und die redaktionelle Zusammenarbeit ganz herzlich gedankt.

LITERATUR

- AMBERGER, A. (1979): Pflanzenernährung. 237 S. – Stuttgart (Ulmer).
- BIDARTONDO, M., BURGHARDT, B., GEBAUER, G., BRUNS, T. & D. READ (2004): Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. – Proceedings of the Royal Society London B 2004, 271: 1799–1806.
- BOAS, F. (1958): Zeigerpflanzen. 432 S. – Hannover (Verlagsgesellschaft für Ackerbau).
- BÖHM, J. (2015): Die Nährstoffresorption in den Fallen von *Dionaea muscipula* weist Parallelen zur Nährsalzaufnahme in Wurzeln auf. 173 S. – Würzburg (Bayerische Julius-Maximilians-Universität); Dissertation.
- DE BARY, A. Seite „Anton de Bary“. In: Wikipedia, Die freie Enzyklopädie. Bearbei-

- tungsstand: 18. Februar 2018, 22:27 UTC. URL: https://de.wikipedia.org/w/index.php?title=Anton_de_Bary&oldid=174170682 (Abgerufen: 23. April 2018, 19:54 UTC)
- Dieckmann, K. (1943): Schlipfs praktisches Handbuch der Landwirtschaft. 498 S. – Berlin (Verlag von Paul Parey).
- Friedrich, A.S. (2005): Untersuchungen zu Kultivierung, Transformation und Fermentation von *Wolffia spec.* 161 S. – Bonn (Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität); Dissertation.
- Häussler, A., Verschwele, A. & P. Zwerger (2004): Bedeutung von Stoppelbearbeitung und Fruchtfolge für die Regulierung der Acker-Kratzdistel (*Cirsium arvense*) im ökologischen Landbau. – Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, Sonderheft XIX: 563–572; Stuttgart.
- Heijden, M.v.d., Klironomos, J., Ursic, M., Moutouglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & I. Sanders (1998): Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. – Nature, 396: 69–72.
- Heilmann, H. (1999): Vom Umgang mit organischen Prozessen im Boden. – Ökologie und Landbau, 110 (27. Jahrgang 2/1999): 10–15; Bad Dürkheim (Verlag Stiftung Ökologie und Landbau).
- Heilmann, H. (2005): Bodenbearbeitung und Betriebsgleichgewicht. – Lebendige Erde, 5/2005: 18–21; Darmstadt (Verlag Lebendige Erde).
- Heilmann, H. (2007): <http://btq-bundesverband.de/downloads/kurzanweisung-stoppehobel.pdf>.
- Heilmann, H. (2011): Probiotische Aspekte des Auftretens der Ackerkratzdistel (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) im Lichte eines ganzheitlichen Forschungsansatzes. – In: Leithold, G., Becker, K., Brock, C., Fischinger, S., Spiegel, A.-K., Spory, K., Wilbois, K.-P. & U. Williges (Hrsg.): Band 1 des Tagungsbandes der 11. Wissenschaftstagung Ökologischer Landbau. S. 244–247. – Berlin (Verlag Dr. Köster).
- Heilmann, H. (2014): Zur Ökophysiologie des Auftretens von *Cirsium arvense*. 26. Deutsche Arbeitsbesprechung über Fragen der Unkrautbiologie und -bekämpfung. – Julius-Kühn-Archiv, Band 443; Braunschweig.
- Heilmann, H. (2016): Bestimmen bei Acker-Kratzdisteln (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) heterotrophe Wachstumsfaktoren das Auftauchen und die Verteilung in der Landschaft? 27. Deutsche Arbeitsbesprechung über Fragen der Unkrautbiologie und -bekämpfung. – Julius-Kühn-Archiv, Band 452; Braunschweig.
- Hevl-Weilburg (1937): Die Pflanzen. Landwirtschaftliche Lehrbuchreihe. 2. Teil. 226 S. – Berlin (Reichsnährstandsverlagsgesellschaft).
- Libbert, E. (1993): Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 5. Aufl. 434 S. – Jena (Gustav Fischer Verlag).
- Liebig, J. v. (1876): Agriculture und Physiologie. 698 S. – Braunschweig (Vieweg).
- Markl, J. & U. Hampl (1996): Bodenfruchtbarkeit selbst erkennen. 80 S. – Holm (Deukalion Verlag).
- Odum, E.P. (1980): Grundlagen der Ökologie. 836 S. – Stuttgart (Thieme).
- Presser, H. (2000): Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen. 375 S. – Landsberg/Lech (ecommed-Verlagsgesellschaft).
- Selosse, M.-A., Charpin, M. & F. Not (2017a): Mixotrophy everywhere on land and in

water: the *grand écart* hypothesis. – Ecology Letters, 20: 246–263; Oxford (Wiley & Sons).

SELOSSE, M.-A., FAUST BOCAYUVA, M., MEGUMI KASUYA, M.C. & P.-E. COURTY (2017b): Mixotrophy in mycorrhizal plants: Extracting carbon from mycorrhizal networks. – In: MARTIN, F. (2017): Molecular Mycorrhizal Symbiosis: S. 451–471. – Hoboken, New Jersey (Wiley & Sons).

STRASBURGER, B. (1971): Lehrbuch der Botanik. 842 S. – Jena (VEB Gustav Fischer Verlag).

WEHSARG, O. (1954): Ackerunkräuter. 293 S. – Berlin (Akademie-Verlag).

WERNER, D. (1987): Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen. 241 S. – Stuttgart (Thieme Verlag).

ZWERGER, P. (2001): Persönliche Mitteilung im Institut für Unkrautforschung der BBA Braunschweig, 23.07.2001.

Adresse des Autors:

HARTMUT HEILMANN, Dipl. ing. agr.

Arbeitskreis Standortphysiologie der Gesellschaft für Boden, Technik, Qualität (BTQ)

Birkenstraße 10

D-74592 Kirchberg an der Jagst

E-Mail: hartmut.heilmann@t-online.de



Abb. 1: Breitblattrige Stendelwurz (*Epipactis helleborine* L.) als Solitarform an Blaufichte in einem Vorgarten (Kirchberg/Jagst) (Bild: HEILMANN).



Abb. 2: Breitblattrige Stendelwurz (*Epipactis helleborine* L.) als wandernde Form unter Bodendeckern in einem Hausgarten (Kirchberg/Jagst) (Bild: HEILMANN).



Abb. 3: Distelnest (*Cirsium arvense* L.) in einem Weizenfeld bei Blaufelden (Bild: HEILMANN).



Abb. 4: Distelring in Mais bei Rot am See (Bild: HEILMANN).



Abb. 5: Spontanaufreten der Ackerkratzdistel nach 30 Jahren Distelfreiheit in Pleidelsheim (Württ.) (Bild: HEILMANN).



Abb. 6: Dormantes Rhizom der Ackerkratzdistel treibt in der Zwischenfrucht aus. Man beachte die strukturlose Bodenzone um das Rhizom (Bild: HARTIG).



Abb. 7: Standort von Wasserlinse (*Lemna minor*) im Naturschutzgebiet Reußenberg bei Crailsheim (Bild: HARTIG).



Abb. 8: Streuobstbestand mit starkem Mistelbefall bei Gerabronn-Seibotenberg (*Viscum album* L.) (Bild: HEILMANN).



Abb. 9: Ackerwachtelweizen (*Melampyrum arvense*) im Jagsttal bei Kirchberg/
Jagst (Bild: HEILMANN).



Abb. 10: Standort von Wasserschlauch (*Utricularia australis*) im Naturschutzgebiet Reußenberg bei Crailsheim (Bild: EILERS-BALDWIN).



Abb. 11: Rundblättriger Sonnentau (*Drosera rotundifolia*), Schlosspark Dennenlohe (Bild: EILERS-BALDWIN).



Abb. 12: Schuppenwurz (*Lathraea squamaria*) im Jagsttal bei Kirchberg/Jagst (Bild: HEILMANN).